

DOI: 10.5846/stxb202105081208

张锦堂, 潘志立, 田云海, 侯佳蓝, 彭明春, 段禾祥, 李云芳, 李永萍. 云龙天池国家级保护区云南松种群年龄结构及动态分析. 生态学报, 2022, 42(22): 9091-9099.

Zhang J T, Pan Z L, Tian Y H, Hou J L, Peng M C, Duan H X, Li Y F, Li Y P. Age structure and dynamics of *Pinus yunnanensis* population in Yunlong Tianchi Nature Reserve. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(22): 9091-9099.

云龙天池国家级保护区云南松种群年龄结构及动态分析

张锦堂¹, 潘志立¹, 田云海¹, 侯佳蓝¹, 彭明春², 段禾祥³, 李云芳⁴, 李永萍^{1,*}

1 云南大学资源植物研究院, 昆明 650091

2 云南大学生态与环境学院, 昆明 650091

3 云南省环境科学研究院, 昆明 650034

4 云南云龙天池国家级自然保护区管护局, 云龙 672700

摘要: 云南松是中国西南地区的特有树种。云南松林是暖温带针叶林的典型代表, 主要分布于滇中高原。云南松种群是否可以自我更新, 将影响滇中地区的植被动态。明晰未受干扰的云南松种群的结构和动态是研究云南松林可持续发展的重要基础。云南省云龙天池自然保护区内的云南松林是较为原始的森林。以云龙天池国家级自然保护区云南松天然种群为研究对象, 分析了云南松天然种群静态生命表、存活曲线、生存函数曲线和谱分析。结果表明: 云龙天池国家级自然保护区的云南松年龄结构为倒 J 型, 种群年龄结构数量变化动态指数 V_{pi} 为 28.29%, 存在外部干扰时候的种群年龄结构动态指数 V'_{pi} 为 1.77%, 种群动态指数 V_{pi} 和 V'_{pi} 都大于 0, 种群在外部环境干扰下承担的风险概率 P_{max} 为 6.25%, 以上结果表明云南松种群为增长型种群结构, 具有一定的抗干扰能力。云南松种群的存活曲线为 Deevey-II 型, 生存分析发现生存率、累计死亡率、死亡密度和危险率在 I—VII 龄级 (胸径 < 35 cm) 变化较大, VII—XVI 龄级 (胸径 35—80 cm) 趋于稳定; 谱分析结果表明第 III 龄级 (胸径 10—15 cm) 是影响种群数量的主要阶段。以上结果说明云南松种群的低龄级个体数量波动大, 个体死亡较多, 高龄级衰退, 建议自然保护区内的天然云南松幼龄林和中龄林可以采取抚育间伐措施来促进其种群的生长发育和更新。

关键词: 云南松; 静态生命表; 龄级结构; 存活曲线; 生存分析; 谱分析

Age structure and dynamics of *Pinus yunnanensis* population in Yunlong Tianchi Nature Reserve

ZHANG Jintang¹, PAN Zhili¹, TIAN Yunhai¹, HOU Jialan¹, PENG Mingchun², DUAN Hexiang³, LI Yunfang⁴, LI Yongping^{1,*}

1 Academy of Resource Plant, Yunnan University, Kunming 650091, China

2 School of Ecology and Environmental Science, Yunnan University, Kunming 650091, China

3 Yunnan Institute of Environmental Science, Kunming 650034, China

4 Management and Protection Bureau of Yunnan Yunlong Tianchi National Nature Reserve, Yunlong 672700, China

Abstract: *Pinus yunnanensis* is an endemic tree species in Southwest China. *P. yunnanensis* forest is a typical representative of warm coniferous forest, mainly distributed in the central Yunnan plateau. Whether *P. yunnanensis* populations can self-renew or not will affect the vegetation dynamics in central Yunnan. Clarifying the structure and dynamics of undisturbed *P. yunnanensis* populations is an important basis for studying the sustainable development of *P. yunnanensis* forests. The

基金项目: 云南省教育厅科学研究基金项目 (2020Y0017); 国家自然科学基金项目 (31660118); 中国植被志 (针叶林卷) 编研

收稿日期: 2021-05-08; 网络出版日期: 2022-07-12

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liyp@ynu.edu.cn

P. yunnanensis forest in the Yunlong Tianchi Nature Reserve in Yunnan Province is a relatively pristine forest without human interference. In this study, the static life table, survival curve, survival function curve and spectral analysis of *P. yunnanensis* natural populations were analyzed in Yunlong Tianchi Nature Reserve. The results demonstrated that the age structure of *P. yunnanensis* in Yunlong Tianchi National Nature Reserve was inverted J—type, the dynamic index of population age structure change in quantity V_{pi} was 28.29%, the dynamic index of population age structure in the presence of external disturbance V'_{pi} was 1.77%, the population dynamic index V_{pi} and V'_{pi} were both greater than 0, and the probability of the population assuming risk under external disturbance was P_{max} 6.25%. The above results indicated that the *P. yunnanensis* population is a growing population structure with some resistance to disturbance. Furthermore, the *P. yunnanensis* population had a survival curve tending to the type of Deevey-II, and the survival analysis found that the survival rate, cumulative mortality rate, mortality density and hazard rate varied greatly from I to VII age classes (diameter at breast height <35 cm), and stabilized from VII to XVI age classes (diameter at breast height 35—80 cm). The spectral analysis exhibited that the population dynamics of *P. yunnanensis* followed one major trend, and the III age class (diameter at breast height 10—15 cm) was the main stage affecting the population size. The above results reveal that the number of individuals in the lower age classes of *P. yunnanensis* populations in the Yunlong Tianchi Nature Reserve fluctuates greatly, with more individuals dying and the upper age classes declining. It is suggested that the young and middle-aged natural *P. yunnanensis* forests in the Yunlong Tianchi Nature Reserve can be nurtured and intercut to promote their population growth, development and renewal. Based on all these results, the population of *P. yunnanensis* was found to remain sustainable in the long term, although it fluctuates in the middle and lower ages.

Key Words: *Pinus yunnanensis*; static life table; age class structure; survival curve; survival analysis; spectral analysis

云南松(*Pinus yunnanensis*)是松科(Pinaceae)松属的裸子植物,是我国西南地区特有的树种,也是西南地区荒山造林的先锋树种,具有重要的经济、生态和社会效益^[1-3]。云南松林是暖温性针叶林的典型代表,在滇中高原分布极广。现存的云南松天然林大都是在地带性亚热带半湿润常绿阔叶林遭受破坏后,在迹地上更新起来的天然次生林,人工林较少^[4]。云南松林是否会被常绿阔叶林所替代是群落演替研究的核心问题。明晰云南松天然林在无人干扰的自然状态下的种群结构和动态是探究云南松天然林能否实现自我更新的关键,对探究该地区的森林群落的演替具有重要意义。

目前已有较多的研究关注云南松的种群结构。王磊等^[5]的综述认为云南松天然林群落结构单一,退化的云南松种群缺乏大径级个体,出现低龄化特征。还有研究也认为云南松林下无小苗、小树不能实现种群更新和维系,是衰退的种群,将会被常绿阔叶林所替代^[6-7]。而黄小波等^[8]和 Tang 等^[9]的研究都认为云南松种群是能够自我更新的种群。何斌等^[10]对黔西北地区云南松种群结构及动态进行了研究,但黔西北地区位于云南松分布的东界,其研究结果不能确切全面反映云南松种群的发展趋势。因此,有必要对未受干扰自然状态下的云南松种群的结构和动态进行研究,从而明晰云南松天然林的发展趋势。

云南云龙天池国家级自然保护区位于大理州云龙县,是云南松种质资源保护基地。研究认为该保护区内的云南松林是目前留存下来较为原始的云南松森林群落^[9],区内分布有树龄 100 年以上的云南松个体。该保护区为研究未受人为干扰下云南松的种群结构和动态提供了最佳的试验场所。

本文以云龙天池国家级自然保护区云南松天然种群为研究对象,采用静态生命表、存活曲线、生存分析和谱分析等方法研究云南松种群结构和动态特征,旨在阐明云南松天然林的种群发展动态,为研究该地区的云南松群落可持续发展提供依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

调查区域位于云南省大理州云龙天池国家级自然保护区(25°49'48"—26°14'16"N, 99°11'36"—99°20'34"E)

(以下简称“云龙天池保护区”)。全区干湿季分明,年均气温 13.2℃左右,年均降水量为 815.5 mm 左右,海拔为 2100.0—3638.9 m,土壤以棕壤为主。该保护区内的云南松林还伴生少量的其他乔木和灌木,如:华山松(*Pinus armandii*)、锐齿槲栎(*Quercus aliena*)、大白杜鹃(*Rhododendron decorum*)、南烛(*Vaccinium bracteatum*)、水红木(*Viburnum cylindricum*)、银木荷(*Schima argentea*)、山杨(*Populus davidiana*)、散毛樱桃(*Cerasus patentipila*)、乌鸦果(*Vaccinium fragile*)、西南栒子(*Cotoneaster franchetii*)、金丝桃(*Hypericum monogynum*)、野拔子(*Elsholtzia rugulosa*)、小檗(*Berberis amurensis*)等,草本植物主要有草血竭(*Polygonum paleaceum*)、剪股颖(*Agrostis clavata*)、一把伞南星(*Arisaema erubescens*)、荩草(*Arthraxon hispidus*)、藏象牙参(*Roscoeia tibetica*)、大花夏枯草(*Prunella grandiflora*)、大戟(*Euphorbia pekinensis*)、云南兔儿风(*Ainsliaea yunnanensis*)、狼毒(*Stellera chamaejasme*)、瓦韦(*Lepisorus thunbergianus*)、木蓝(*Indigofera tinctoria*)等。

1.2 样地设置与种群调查

对云龙天池保护区进行踏查后,选择具有代表性的云南松中龄林、近熟林、成熟林和过熟林,分别布设 1 个 20 m × 50 m 的样方。记录每个样方的经纬度、海拔、坡度、坡向、坡位、坡面等信息,4 个样方的基本情况见表 1。对每个样方内的树高 > 1.3 m 的云南松,记录其胸径(diameter at breast height, DBH)、树高;对于树高 < 1.3 m 的云南松,划分为幼苗(5 cm ≤ *H* < 50 cm)和幼树(50 cm ≤ *H* < 130 cm)分别记录株数、树高^[9]。

表 1 云南松林样方的基本情况

Table 1 Basic information of *P. yunnanensis* forest plots

样方 Quadrat	面积 Plot area	海拔/m Elevation	坡向/(°) Aspect	坡度/(°) Slope	坡位 Slope position	坡面 Slope surface	北纬 Northern latitude	东经 East longitude	郁闭度 Canopy density
中龄林 Middle-aged stand	20 m × 50 m	2577	西南 243	21	中	凸	25°52'20.820"	99°17'13.680"	0.80
近熟林 Near-mature stand	20 m × 50 m	2530	东南 152	36	下	凸	25°52'9.012"	99°16'21.468"	0.80
成熟林 Mature stand	20 m × 50 m	2464	东 107	7	下	平	25°50'56.634"	99°16'20.021"	0.75
过熟林 Over-mature stand	20 m × 50 m	2649	西北 313	22	中	平	25°52'34.907"	99°16'40.847"	0.80

1.3 龄级划分及种群年龄结构动态量化

本研究用种群胸径代替年龄,绘制种群年龄结构图。胸径级的划分标准参考 Tang 等^[9],每间隔 5 cm 为 1 级,即 DBH < 5 cm(包括树高小于 1.3 m 的植株),为第 I 龄级;5 cm ≤ DBH < 10 cm,为第 II 龄级;依此类推,75 cm ≤ DBH < 80 cm,为第 XVI 龄级,共 16 级。以龄级作为横坐标,样方中活立木的株数作为纵坐标,绘制云南松的龄级结构图。

为定量描述云南松种群动态特征,参考“植物种群与群落结构动态量化分析方法研究”^[11]。其中涉及到的参数及其意义如下: V_n 表示从其 *n* 到 *n*+1 龄级间的个体数量变化动态, V_{pi} 是整个种群年龄结构的数量变化动态指数, V'_{pi} 是考虑未来的外部环境干扰的整个种群年龄结构的数量变化动态指数, P 是种群在外部环境干扰下承担的风险概率。

1.4 静态生命表的编制及种群的生存分析

静态生命表的编制参考“珍稀濒危植物长苞铁杉种群生命表分析”^[12],龄级划分同 1.3。表中参数主要有: a_x 是 *x* 龄级内树木现存个体数; l_x 是标准化存活个体数(一般最小龄级标准化成 1000); d_x 、 q_x 分别是相邻龄级间隔期内树木标准化死亡数和相应的死亡率; L_x 是从 *x* 进入 *x*+1 龄级间隔期间还存活的树木个体数(区间寿命); T_x 是 *x* 龄级到超过 *x* 龄级的树木个体总数(总寿命); e_x 是进入 *x* 龄级后树木个体的平均期望寿命(生命期望); K_x 是各年龄组致死力,即消失率; S_x 为存活率。

在编制静态生命表的过程中,当出现种群的死亡率为负值的情况时采用分段匀滑技术对种群个体的存活

数据进行处理^[13], x 龄级现有的存活数 a_x 经过匀滑修正处理后可以得到 a_x^* 值。绘制云南松的存活曲线, 横坐标为与径级对应的龄级, 纵坐标为 $\ln l_x$ 。分别采用指数函数 $N_x = N_0 e^{-bx}$ 和幂函数 $N_x = N_0 x^{-b}$ 模型检验云南松种群的存活曲线类型^[12, 14-15]。

计算云南松的种群生存率($S(i)$)、累计死亡率($F(i)$)、死亡密度($f(t_i)$)、危险率($\lambda(t_i)$), 并绘制生存率、累计死亡率、死亡密度和危险率曲线^[16-18], 公式如下:

$$S(i) = S_1 \times S_2 \times \cdots \times S_i;$$

$$F(i) = 1 - S(i);$$

$$f(t_i) = (S(i-1) - S(i)) / h_i;$$

$$\lambda(t_i) = 2(1 - S(i)) / [h_i(1 + S(i))]$$

式中, S_i 为存活率, h_i 为龄级宽度, t_i 表示第 i 龄级。

1.5 谱分析

谱分析是傅里叶级数(Fourier series)的展开式, Fourier 证明过复杂的周期现象可以由不同振幅和相应的谐波组成^[19-21], 写成正弦波形式为:

$$N_t = A_0 + \sum_{k=1}^p A_k \sin(A_k t + \theta_k)$$

式中, N_t 为 t 时刻种群的大小; A_0 为周期变化的平均值; A_k 为各谐波的振幅($k=1, 2, 3, \cdots, p$), A_k 的大小标志着各周期作用的大小差别; A_1 为基波的振幅, $A_2, A_3, \cdots, A_p$ 为谐波的振幅, $p=n/2$ 是谐波的个数, n 为时间系列总长度(龄级总数); ω_k 和 θ_k 分别是谐波频率和相角; T 为正弦波的基本周期(时间系列 t 的最长周期); 每个谐波的周期分别是基本周期的 $1/2, 1/3, \cdots, 1/p$ 。

在编制生命表时, 云南松种群共划分为 16 个龄级, 所以谐波的个数 $p=n/2=8$ 。将静态生命表的龄级作为谱分析的级差, 谱分析方法涉及到的参数的计算参照“阔叶红松林红松种群动态的谱分析”^[19]。

1.6 数据分析

使用 Microsoft Excel 2010 完成数据的统计整理、制图, 使用 SPSS 25 完成模型拟合及统计检验。

2 结果与分析

2.1 年龄结构及动态量化

云南松种群年龄结构为增长型(倒 J 型)(图 1), 随着龄级的增大, 云南松个体数逐渐减少。第 I—VII 龄级个体占调查总数的 91.79%, 第 II 龄级和 III 龄级的云南松数目最多, 分别占有所有云南松数目的 33.05% 和 23.37%。第 IV 龄级(46 株)和第 V 龄级(45 株)、第 VI 龄级(24 株)和第 VII 龄级(23 株)的云南松数目几乎相同。第 IX—XVI 龄级的云南松数目较少, 仅占 6.11%。

种群数量变化动态显示(表 2), 云南松种群动态指数 V_1, V_9, V_{11} 和 V_{14} 均小于 0, 表明云南松在第 I—II 龄级、第 IX—X 龄级、第 XI—XII 龄级、第 XIV—XV 龄级间个体数量减少; $V_2, V_8, V_{10}, V_{12}, V_{13}$ 和 V_{15} 均大于 0, 表明 II—IX 龄级、第 X—XI 龄级、第 XIII—XIV 龄级以及第 XVI—XV 龄级云南松个体数量呈现增长的结构动态特征。云南松整个种群年龄结构的数量变化动态指数 V_{pi} 为 28.29%, 种群呈现增长的年龄结构数量动态关系, 考

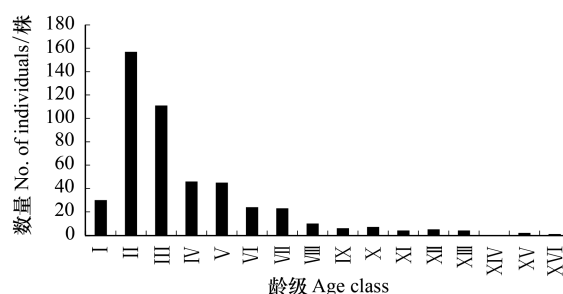


图 1 云南松种群龄级结构

Fig. 1 Size class structure of *P. yunnanensis* population

I: DBH (胸径, diameter at breast height) < 5 cm; II: 5 cm ≤ DBH < 10 cm; III: 10 cm ≤ DBH < 15 cm; IV: 15 cm ≤ DBH < 20 cm; V: 20 cm ≤ DBH < 25 cm; VI: 25 cm ≤ DBH < 30 cm; VII: 30 cm ≤ DBH < 35 cm; VIII: 35 cm ≤ DBH < 40 cm; IX: 40 cm ≤ DBH < 45 cm; X: 45 cm ≤ DBH < 50 cm; XI: 50 cm ≤ DBH < 55 cm; XII: 55 cm ≤ DBH < 60 cm; XIII: 60 cm ≤ DBH < 65 cm; XIV: 65 cm ≤ DBH < 70 cm; XV: 70 cm ≤ DBH < 75 cm; XVI: 75 cm ≤ DBH < 80 cm

虑随机干扰情况下的动态指数 V'_{pi} 为 1.77%, V_{pi} 和 V'_{pi} 都大于 0, 表明云南松种群为增长型种群结构。 $P_{\max}$ 为 6.25% 表明云南松种群具有一定的抗干扰能力。

表 2 云南松种群动态变化指数

Table 2 Dynamic indices of *P. yunnanensis* population

龄级 Age class	种群动态指数 Dynamic index	动态指数值/% Dynamic index value	龄级 Age class	种群动态指数 Dynamic index	动态指数值/% Dynamic index value
I	V_1	-80.89	X	V_{10}	42.86
II	V_2	29.30	XI	V_{11}	-20.00
III	V_3	58.56	XII	V_{12}	20.00
IV	V_4	2.17	XIII	V_{13}	100.00
V	V_5	46.67	XIV	V_{14}	-100.00
VI	V_6	4.17	XV	V_{15}	50.00
VII	V_7	56.52		V_{pi}	28.29
VIII	V_8	40.00		V'_{pi}	1.77
IX	V_9	-14.29		$P_{\max}$	6.25

$V_1—V_{15}$: 相邻龄级数量动态变化指数 quantitative dynamics index of adjacent age class; V_{pi} : 种群数量动态变化指数 quantitative dynamics index of population; V'_{pi} : 受外界干扰时种群数量动态变化指数 quantitative dynamics index of population by external interference; $P_{\max}$: 随机干扰风险概率极大值 the maximum of probability in random disturbance

2.2 静态生命表

随龄级的增加, 云南松匀滑处理后的存活数(a_x^*)和标准化存活数(l_x)逐渐减小(表 3)。云南松种群的

表 3 云南松种群静态生命表

Table 3 Static life table of *P. yunnanensis* population

龄级 Age class	胸径/cm Diameter at breast height	组中值/cm Mid-value of class	a_x	a_x^*	l_x	$\ln l_x$	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	K_x	S_x
I	0—5	2.5	30	141	1000	6.908	298	0.298	851	2911	2.911	0.354	0.702
II	5—10	7.5	157	99	702	6.554	298	0.424	553	2060	2.934	0.552	0.576
III	10—15	12.5	111	57	404	6.002	78	0.193	365	1507	3.728	0.214	0.807
IV	15—20	17.5	46	46	326	5.788	7	0.022	323	1142	3.500	0.022	0.978
V	20—25	22.5	45	45	319	5.766	149	0.467	245	819	2.567	0.629	0.533
VI	25—30	27.5	24	24	170	5.137	7	0.042	167	574	3.375	0.043	0.958
VII	30—35	32.5	23	23	163	5.094	92	0.565	117	408	2.500	0.833	0.435
VIII	35—40	37.5	10	10	71	4.262	14	0.200	64	291	4.100	0.223	0.800
IX	40—45	42.5	6	8	57	4.038	7	0.125	53	227	4.000	0.134	0.875
X	45—50	47.5	7	7	50	3.905	7	0.143	46	174	3.500	0.154	0.857
XI	50—55	52.5	4	6	43	3.751	7	0.167	39	128	3.000	0.182	0.833
XII	55—60	57.5	5	5	35	3.568	7	0.200	32	89	2.500	0.223	0.800
XIII	60—65	62.5	4	4	28	3.345	7	0.250	25	57	2.000	0.288	0.750
XIV	65—70	67.5	0	3	21	3.058	7	0.333	18	32	1.500	0.405	0.667
XV	70—75	72.5	2	2	14	2.652	7	0.500	11	14	1.000	0.693	0.500
XVI	75—80	77.5	1	1	7	1.959	7	1.000	4	4	0.500	1.959	—

a_x : x 龄级内树木现存个体数 individual number of age class x ; a_x^* : 匀滑处理后的存活数 the correction value of a_x ; l_x : 标准化存活个体数 standardized survivors number; $\ln l_x$: 标准化存活个体数的自然对数 the natural logarithm of l_x ; d_x : 相邻龄级间隔期内树木标准化死亡数 the standardized number of death individuals from age class x to age class $x+1$; q_x : 相邻龄级间隔期内树木死亡率 mortality from age class x to age class $x+1$; L_x : 从 x 进入 $x+1$ 龄级间隔期间还存活的树木个体数 the number of surviving individuals from age class x to age class $x+1$; T_x : x 龄级到超过 x 龄级的树木个体总数 the total individuals number of age class x and age class elder than x ; e_x : 进入 x 龄级后树木个体的生命期望 life expectancy of individuals in the age class x ; K_x : 消失率 vanish rate; S_x : 存活率 survival rate

死亡率(q_x)和消失率(K_x)反映了该种群随龄级增加的动态特征。死亡率和消失率在第 I—VIII 龄级存在较大的波动性,第 II、第 V、第 VII 龄级均出现了峰值。死亡率和消失率从第 IX 龄级开始,随着龄级的增加逐渐增长,在第 XVI 龄级处出现最大值。生命期望(e_x)反映 x 龄级内植株个体的平均生存能力,云南松种群生命期望最高的 3 个龄级依次为第 VI、第 IX 和第 III 龄级,从第 VIII—XVI 龄级的生命期望逐渐降低,第 XVI 龄级生命期望值最低。存活率(S_x)在第 II、第 V 和第 VII 龄级较低,分别为 0.576、0.533 和 0.435,在第 IX—XV 龄级期间,存活率随着龄级的增大逐渐减小。

2.3 存活曲线

云南松种群存活曲线呈现随龄级增大而下降的趋势(图 2)。第 V—VI 龄级及 VII—VIII 龄级下降幅度最大,仅有 13.33% 的云南松能从第 V 龄级穿过该环境筛到达第 VIII 龄级。通过第 VIII 龄级之后,云南松种群存活曲线趋于平缓。

存活曲线拟合模型结果显示,指数函数的 F 值(264.547)及相关系数 R (0.975)均大于幂函数的 F 值(48.326)及相关系数 R (0.881)(表 4)。因此,云龙天池保护区的云南松种群更趋向于 Deevey-II 型(对角线型)。Deevey-II 型有三个亚型(B_1 、 B_2 和 B_3 亚型),结合图 2 可以看出,该存活曲线属于其中的 B_1 亚型,表明各龄级的存活数围绕对角线产生波动,并且各个龄级的存活数相差较大。

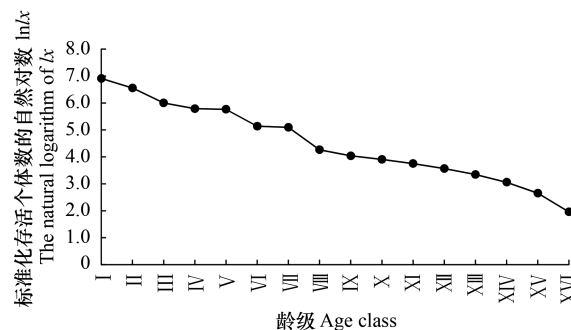


图 2 云南松种群存活曲线

Fig.2 Survival curve of *P. yunnanensis* population

表 4 存活曲线拟合模型

Table 4 Survival curve fitting model

存活曲线 Survival curve	拟合模型 Fitting model	拟合结果 Fitting result	F	R
Deevey-II	$N_x = N_0 e^{-bx}$	$N_x = 7.823e^{-0.072x}$	264.547	0.975
Deevey-III	$N_x = N_0 x^{-b}$	$N_x = 8.997x^{-0.391}$	48.326	0.881

N_x : 匀滑后 x 龄级内存活数 the correction value of a_x ; N_0 : 种群形成初期的个体存活数 number of surviving individuals in the early formation stage of population

2.4 生存分析

云南松的生存率随龄级增大而降低,累计死亡率随龄级增大逐渐增大(图 3)。在 I—VII 龄级,种群生存率和累计死亡率变化较大,VII—XVI 龄级生存率和死亡率趋于稳定(图 3)。第 I 龄级的生存率为 0.702,第 VII 龄级迅速降低至 0.071;第 I 龄级的累计死亡率为 0.298,到第 VII 龄级迅速增加为 0.929。第 VII—XVI 龄级云南松种群的生存率和累计死亡率的增减变缓,大量个体由于到达生理年龄而死亡,种群呈现衰退特征,说明该阶段云南松种群进入生理衰老阶段。

由图 4 可知,云南松种群的死亡密度在第 I—VII 龄级存在波动,之后较平稳降低。危险率呈递增状态,第 I—VII 龄级增长较快,第 VIII—XVI 龄级增长缓慢。综上,云南松种群第 I—VII 龄级生命状态不稳定,死亡可能性较大,种群个体数量减少,第 VIII—XVI 龄级表现出衰退的特点。这与静态生命表、存活曲线的分析结果是相符的。

2.5 谱分析

谱分析结果显示,振幅值呈现逐渐减小的趋势,其中基波 A_1 最大,说明云南松种群的具有明显的大周期(表 5)。基本的周期长度为种群本身所固有,表明云南松种群数量动态变化主要受生物学特征所控制。

此外,云南松种群除了受基波的影响外,也表现出了其中迭加了明显的小周期波动,即 A_6 和 A_8 。 A_6 对应的周期为基本周期的 $1/6$,胸径为 $5 \times 16/6 = 13.3$ cm,对应第 III 龄级; A_8 对应的周期为基本周期的 $1/8$,胸径为 $5 \times 16/8 = 10$ cm,也对应第 III 龄级。可见,第 III 龄级(胸径 10—15 cm)是影响云南松种群波动的重要阶段。

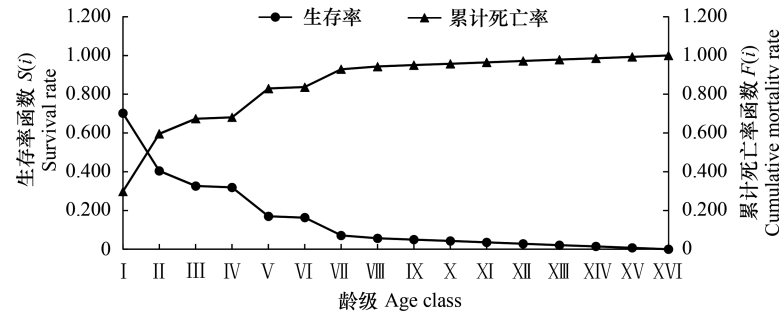


图3 云南松种群生存率函数 $S(i)$ 和累计死亡率函数 $F(i)$ 曲线

Fig.3 Survival rate $S(i)$ and cumulative mortality rate $F(i)$ functional curve of *P. yunnanensis* population

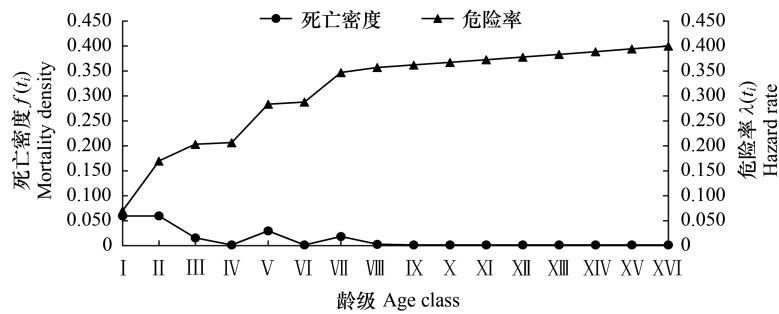


图4 云南松种群死亡密度 $f(t_i)$ 和危险率 $\lambda(t_i)$ 曲线

Fig.4 Mortality density $f(t_i)$ and hazard rate $\lambda(t_i)$ functional curve of *P. yunnanensis* population

表5 云南松种群的周期性波动

Table 5 Periodic fluctuation of *P. yunnanensis* population

谐波 Harmonic	A_1	A_2	A_3	A_4	A_5	A_6	A_7	A_8
振幅值 Amplitude value	1.613	0.836	0.552	0.205	0.147	0.341	0.209	0.291

A_1 :基波振幅 fundamental amplitude; A_2 — A_8 :各谐波振幅 amplitude of each harmonic

3 讨论

云龙天池自然保护区云南松种群的年龄结构表明其是增长型种群。种群的年龄结构可以作为判断种群是否衰退的依据。一般认为,具有间歇型和倒J型的种群更新良好^[22—23]。本研究中云南松种群胸径级结构属于倒J型的种群,这与黄小波等^[8]和 Tang 等^[9]的研究结果一致。云南松种群数量动态指数 V_{pi} 和 V'_{pi} 大于 0,也表明该云南松种群属于增长型种群。调查中发现云南松林下幼苗较少,但这不能说明种群是衰退的。种源和更新方式是影响种群持续的主要因素。云南松进入成熟期后每年能够产生大量的种子,不缺少种源^[24]。云南松可以通过林窗、林下实现更新,也能在火烧后迅速长出幼苗^[4, 25]。因此,云南松是能持续更新的种群。另外,尽管本研究的样方中存在有常绿阔叶树种,如银木荷 (*S. argentea*),但是银木荷在样方中的幼树仅仅 30 株,树高均在 20 m 以下,无论数量质量都远低于云南松。可见,云南松种群年龄结构为增长型,更新方式多样,种源充足,短期内不会出现衰退。

云龙天池自然保护区云南松种群也表现出低龄级的个体数量波动大,死亡率高的特点。结合静态生命表、存活曲线和生存分析函数也表明云南松种群在第 I—VII 龄级有较为明显的波动。通过谱分析进一步确认,低龄级的胸径 10—15 cm 云南松个体之间存在强烈的竞争。之所以出现这样的现象是因为云南松中幼林密度较大且处于生长旺盛的阶段,对资源与空间的需求较大^[26]。云南松是喜光树种,光照是其竞争的主要资

源。金振洲等^[4]认为,随着云南松的生长及林分的郁闭,缺乏光照会使得长势较差的个体枯死。云南松幼龄林的数量波动是种群通过自疏剔除冗余的过程,也是种群维系的重要方式^[27]。

云南松林是暖温性针叶林的典型代表,主要分布于滇中高原山地。本研究选择在云南云龙天池自然保护区进行,该保护区的保护对象是云南松种群,为进行云南松种群结构研究提供了典型试验场所。对长寿命的木本植物的种群数量动态研究主要以“空间推时间”的方法,编制静态生命表进行^[13, 28—32]。树木静态生命表的编制需要提供树木的确切年龄,生长锥钻取胸高部位的树芯和 WinDENDRO 年轮分析系统分析树轮^[33]是常用的测定树木的准确年龄的方法。但是这些方法操作复杂,在野外调查中制约了工作效率提高。树木的年龄和胸径、地径及树高存在正相关关系^[34],实际工作中常常用胸径、地径及树高代替树木年龄^[35]。Tang 等^[9]对该保护区内云南松的年龄和胸径进行拟合后发现该区域云南松的年龄和胸径存在显著的线性相关关系。因此,本研究用云南松的胸径代替年龄进行种群年龄结构的研究是可行的。

4 结论

云南云龙天池自然保护区云南松种群是能够自我更新的种群,种群动态呈现出低龄级个体数量波动大,高龄级衰退的特点。建议在云南松林的幼龄林和中龄林适当采取抚育间伐措施促进其种群的生长发育及更新,维持种群的稳定性。

致谢:感谢云南云龙天池国家级自然保护区管护局的支持,感谢杨桂天对野外调查采样的帮助。

参考文献 (References):

- [1] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志. 北京: 科学出版社, 1998, 23(1): 112.
- [2] 魏巍, 许玉兰, 李根前, 吕学辉, 陈诗, 蔡年辉. 一年生云南松苗期生长动态规律研究. 西北林学院学报, 2012, 27(1): 75-80.
- [3] 邓喜庆, 皇宝林, 温庆忠, 华朝朗, 陶晶. 云南松林在云南的分布研究. 云南大学学报: 自然科学版, 2013, 35(6): 843-848.
- [4] 金振洲, 彭鉴. 云南松. 昆明: 云南科技出版社, 2004.
- [5] 王磊, 张劲峰, 马建忠, 魏巍, 胡青. 云南松及其林分退化现状与生态系统功能研究进展. 西部林业科学, 2018, 47(6): 121-130.
- [6] 蔡年辉, 李根前, 陆元昌. 云南松纯林近自然化改造的探讨. 西北林学院学报, 2006, 21(4): 85-88, 120.
- [7] 王健敏, 刘娟, 陈晓鸣, 温庆忠, 段兆尧, 赖兴会. 云南松天然林及人工林群落结构和物种多样性比较. 林业科学研究, 2010, 23(4): 515-522.
- [8] 黄小波, 李帅锋, 苏建荣, 刘万德, 郎学东. 云龙天池云南松自然种群分布格局分析. 林业科学研究, 2018, 31(4): 47-52.
- [9] Tang C Q, Shen L Q, Han P B, Huang D S, Li S F, Li Y F, Song K, Zhang Z Y, Yin L Y, Yin R H, Xu H M. Forest characteristics, population structure and growth trends of *Pinus yunnanensis* in Tianchi National Nature Reserve of Yunnan, southwestern China. Vegetation Classification and Survey, 2020, 1: 7-20.
- [10] 何斌, 李青, 李仰征, 李望军. 黔西北地区云南松种群数量动态及空间分布格局. 林业资源管理, 2021, (2): 149-157.
- [11] 陈晓德. 植物种群与群落结构动态量化分析方法研究. 生态学报, 1998, 18(2): 214-217.
- [12] 吴承祯, 洪伟, 谢金寿, 吴继林. 珍稀濒危植物长苞铁杉种群生命表分析. 应用生态学报, 2000, 11(3): 333-336.
- [13] 江洪. 云杉种群生态学. 北京: 中国林业出版社, 1992.
- [14] Deevey E S Jr. Life tables for natural populations of animals. The Quarterly Review of Biology, 1947, 22(4): 283-314.
- [15] Hett J M, Loucks O L. Age structure models of balsam fir and eastern hemlock. Journal of Ecology, 1976, 64(3): 1029-1044.
- [16] 杨凤翔, 王顺庆, 徐海根, 李邦庆. 生存分析理论及其在研究生命表中的应用. 生态学报, 1991, 11(2): 153-158.
- [17] 胡元洁, 巨天珍, 米彩燕, 康晓亚, 张宋智, 马建伟. 小陇山国家级自然保护区华山松种群更新动态分析. 广西植物, 2013, 33(2): 247-252.
- [18] 张悦, 易雪梅, 王远遐, 姬兰柱, 吴培莉. 采伐对红松种群结构与动态的影响. 生态学报, 2015, 35(1): 38-45.
- [19] 伍业钢, 韩进轩. 阔叶红松林红松种群动态的谱分析. 生态学杂志, 1988, 7(1): 19-23.
- [20] 张维, 焦子伟, 任艳利, 杨允菲, 李建东. 新疆野核桃自然保护区不同坡向野核桃种群生命表与波动周期. 西北植物学报, 2015, 35(6): 1229-1237.
- [21] 陈远征, 马祥庆, 冯丽贞, 黄勇来, 郑群瑞. 濒危植物沉水樟的种群生命表和谱分析. 生态学报, 2006, 26(12): 4267-4272.

- [22] 达良俊, 杨永川, 宋永昌. 浙江天童国家森林公园常绿阔叶林主要组成种的种群结构及更新类型. 植物生态学报, 2004, 28(3): 376-384.
- [23] Ohsawa M. Structural comparison of tropical montane rain forests along latitudinal and altitudinal gradients in south and east Asia. Vegetatio, 1991, 97(1): 1-10.
- [24] Yang J D, Zhang Z M, Dawazhaxi, Wang B, Li Q, Yu Q C, Ou X K, Ali K. Spatial distribution patterns and intra-specific competition of pine (*Pinus yunnanensis*) in abandoned farmland under the Sloping Land Conservation Program. Ecological Engineering, 2019, 135: 17-27.
- [25] 杨文云. 滇中地区云南松天然林群落结构及天然更新规律[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2010.
- [26] 黄小波, 刘万德, 苏建荣, 李帅锋, 郎学东. 云南松天然林的种内和种间竞争. 林业科学研究, 2016, 29(2): 209-215.
- [27] 李永萍. 云龙天池省级自然保护区云南松更新和自疏及其冗余机制的研究[D]. 昆明: 云南大学, 2006.
- [28] 卢杰, 郭其强, 郑维列, 徐阿生. 藏东南高山松种群结构及动态特征. 林业科学, 2013, 49(8): 154-160.
- [29] 吴语嫣, 李守中, 孙桂涛, 杨贤宇, 黄思彤, 王凯. 长汀水土流失区侵蚀劣地马尾松种群动态. 生态学报, 2019, 39(6): 2082-2089.
- [30] 王泳腾, 黄治昊, 王俊, 张童, 崔国发. 燕山山脉黄檗种群结构与动态特征. 生态学报, 2021, 41(7): 2826-2834.
- [31] Shen Z Q, Lu J, Hua M, Tang X Q, Qu X L, Xue J L, Fang J P. Population structure and spatial pattern analysis of *Quercus aquifolioides* on Sejila Mountain, Tibet, China. Journal of Forestry Research, 2018, 29(2): 405-414.
- [32] Zhao B Q, Guo D G, Shao H B, Bai Z K. Investigating the population structure and spatial pattern of restored forests in an opencast coal mine, China. Environmental Earth Sciences, 2017, 76(20): 679.
- [33] 程伟, 吴宁, 罗鹏. 岷江上游林线附近岷江冷杉种群的生存分析. 植物生态学报, 2005, 29(3): 349-353.
- [34] Frost I, Rydin H. Spatial pattern and size distribution of the animal-dispersed tree *Quercus robur* in two spruce-dominated forests. Ecoscience, 2000, 7(1): 38-44.
- [35] 何亚平, 费世民, 蒋俊明, 陈秀明, 张旭东, 何飞. 不同龄级划分方法对种群存活分析的影响——以水灾迹地油松和华山松种群生存分析为例. 植物生态学报, 2008, 32(2): 448-455.